Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica
Volumen XIX, Nº 1-2 (Julio 1980), págs. 243-254

ESTUDIOS MORFOLOGICOS Y SISTEMATICOS EN LA SECT. *CRASSISTACHYS* HERTER DEL GEN. *LYCOPODIUM*: *L. BREVIFOLIUM* HOOK. & GREV. Y *L. RUFESCENS* HOOK.

Por CRISTINA ROLLERI [1]

SUMMARY

Two species of *Lycopodium* of sect. *Crassistachys* Herter are comparatively analized on the basis of external and internal morphological characters of the sporophyte. Leaf morphology and sporangium wall were specially studied. Based on the sporophyte morphological characters and ecologic aspects, the "*Lycopodium brevifolium* group" are furthermore established. Data are given on taxonomy, affinities and geographical distribution.

INTRODUCCION

En este trabajo se analizan comparativamente los caracteres de la morfología externa e interna del esporofito, especialmente los foliares, de dos especies de la sección *Crassistachys* Herter (1909): *Lycopodium brevifolium* Hook. & Grev. y *L. rufescens* Hook. Se brinda además una actualización de la sinonimia de ambas especies y datos ecológicos y geográficos complementarios.

Lycopodium brevifolium y *L. rufescens* están incluidos en la sección *Crassistachys*. Presentan un tipo morfológico similar y sus nombres han sido frecuentemente sinonimizados en algunos sistemas de clasificación del género (Nessel, 1939; Herter, 1950).

En el presente análisis se partió inicialmente de caracteres originales de Hooker (1827-1831). Este autor, al referirse a *L. brevifolium* señala que "—The short reflexed leaves give it a most

1 Profesora Adjunta, Cátedra de Anatomía y Morfología Vegetal, Museo de La Plata. Investigadora Adjunta, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas.

Aceptado para su publicación: 30-VIII-1979.

striking appearance—", mientras define los microfilos de *L. rufescens* como "...densely crowded and patent...". Aquí se analizó la validez de los caracteres de forma y posición foliares, en relación con otros de la morfología externa e interna, y sobre la base de los mismos se encontró, no solamente que es posible diferenciar claramente ambas especies mencionadas, y rehabilitar por lo tanto *L. brevifolium* Hook & Grev., sino también aplicarlos en forma más amplia a un numeroso grupo de especies de la sección *Crassistachys*.

ANTECEDENTES

Los antecedentes bibliográficos sobre el tema de la utilización de ciertos caracteres foliares, en la solución de problemas sistemáticos en el género *Lycopodium*, son escasos y han sido comentados en otro trabajo de la autora (Rolleri, 1977).

Los estudios de morfología foliar y esporangial tienen apreciable valor para aclarar problemas taxonómicos, y son especialmente útiles en la sección *Crassistachys*. La utilización de los mismos en estudios como el que aquí se presenta, permitirá sin duda un ordenamiento más natural de las especies de la sección, aclarando sus afinidades y precisando sus relaciones.

MATERIALES Y METODOS

Materiales

Del material de herbario consultado, por ser demasiado numeroso, se ha seleccionado una serie de ejemplares representativos que son listados a continuación:

Lycopodium brevifolium Hook & Grev.

COLOMBIA: Cundinamarca, Macizo de Bogotá, eastern drainage, Páramo del Palacio, Quebrada de Casarreales, Cuatrecasas, Murillo & Jaramillo M. 25630 (US); Cundinamarca, Macizo de Bogotá, Páramo de Chisacá, Laguna Negra, Cuatrecasas & Jaramillo M. 25907 (US); Cundinamarca, Páramo de Gutiérrez, Ariste-Joseph s/nº (US 1342100 & 1342102); Cundinamarca, Laguna de Siecha, near Guasca, Ariste-Joseph s/nº (US 888283). — PERÚ: Cuzco, La Convención, ca. 28 km walking distance from the Hacienda Luisiana and the Apurimac River, 1968 National Geographic Expedition to the Cordillera Vilcabamba, Dudley 11109 & 11176 (NA); Cuzco, La Convención, ca. 25 km walking distance NE from the Hacienda Luisiana and the Apurimac River, Knox 1 (NA); Cuzco, La Convención, ca. 27 km walking distance NE from the Hacienda Luisiana and the Apurimac River, Dudley 11184-B (NA); Ayacucho, La Mar, eastern Massif of the Cordillera Central, opposing the Cordillera Vilcabamba, between Tambo, San Miguel, Ayne and the Hacienda Luisiana, above the Punco Pass, ca. ½ way to [illegible]lement of Cuchicancha in the high wet grassland puna, Terborg. 70 (NA).

Ly[illegible] Hook.

COLOMBIA: Línea divisoria entre los departamentos Santander del Norte y César, 20 km al S de Abrego, Las Jurisdicciones, Cerro de Oroque, García B. & Jaramillo M. 19745 (US); Santander, Páramo de Santurbán, near Vetas, Killip & Smith 17476 (US); Santander-Norte de Santander, Páramo de Santurbán, St. John 20774 (US); Departamento del Valle, Cordillera Central, vertiente occidental, cabeceras de los ríos [illegible]ú y Bugalagrande, Páramo de Las Vegas, Cuatrecasas 20316 (US); Nariño, Cordillera Oriental, Páramo of Cerro San Francisco, Ewan 16245 (US). — PERÚ: Occavoc. Abra de..., Bües 1374 (US).

Métodos

Para estudios de epidermis foliar y esporangial se usó material de herbario diafanizado según la técnica de Dizeo de Strittmater (1973), que perfecciona una nueva combinación de diafanizantes clásicos con la cual se logran resultados más satisfactorios que con las técnicas clásicas basadas en la utilización del hidróxido de sodio como reactivo diafanizante principal.

Para estudios de morfología interna se restauró material de herbario, se lo fijó y se lo incluyó en parafina siguiendo la técnica corriente. Se coloreó con Safranina-Fast Green en carboxilol.

Todo el procesamiento y preparación del material para su estudio fue llevado a cabo por Liliana Cassá de Pazos, técnica especializada del Laboratorio de Morfología Vegetal del Museo de La Plata y Miembro de la Carrera del Técnico del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas. Los dibujos A y D de la Fig. 1 fueron realizados por la Srta. Nilda Malacalza, técnica del CONICET del Depto. Plantas Celulares, Museo de La Plata.

TAXONOMIA

Lycopodium brevifolium Hooker & Greville. Hook. & Grev., en Hook., Bot. Misc. 3:104, 1827. Spring, Mon. Lyc. 1:23, 1842.

Typus: PERÚ, Ruiz & Pavon, Herb. Lambert, Herb. Hook. (BM). No visto.

Sinonimia

Lycopodium brevifolium Spring, Mon. Lc. 1:23, 1842.

Urostachys rufescens (Hook.) Herter ex Nessel, Bärläpp.: 103, 1939.

Licopodium rufescens Hooker. Hook.: Ic. Plant. 1:36, 1827. Spring. Mon. Lyc. 1:24, 1842.

Typus: COLOMBIA, on marshy ground, Puruchuco, near Cuenca, Jameson s/nº Herb. Hook. (BM). No visto.

Sinonimia

Lycopodium lignosum Herter, en Engl. Bot. Jahrb. 43 (1-2), 98:46, 1909. *Typus*: COLOMBIA, Santander, Pamplona, Páramos 3.300-3.800 m. s.m., Linden 1235 (B, P, US). Isotypus US, visto.

Urostachys lignosus Herter ex Nessel, Bärläpp.: 104, 1939.

ANALISIS MORFOLOGICO

"Grupo Lycopodium brevifolium"

Considerando a los efectos prácticos de su estudio, que la sección *Crassistachys* es una categoría aceptablemente natural, del análisis morfológico de sus integrantes se desprende que los mismos pueden ser agrupados en conjuntos de especies afines.

Se trata de grupos de especies íntimamente relacionadas entre sí por sus caracteres morfológicos externos e internos y por sus preferencias ecológicas muy precisas, todo lo cual permite definirlos claramente. No se les asignará, por el momento, una categoría taxonómica determinada, y tampoco se utilizará para los mismos el término "complejo de especies", derivado del inglés "complex", porque el mismo alude a una precisa y conocida vinculación genética entre las especies involucradas, y los estudios de ese tipo están recién en su etapa inicial.

Los grupos mencionados no coinciden ni en número ni en especies integrantes con las subcategorías con que algunos autores (Nessel, 1939; Herter, 1909, 1950) subdividen la sección *Crassistachys*. De los estudios morfológicos y la revisión que se está efectuando se desprende que habría cuatro de tales grupos, designados por el momento con el nombre de la especie integrante más antigua: "grupo *L. brevifolium* Hook. & Grev.", "grupo *L. brongniartii* Spring", "grupo *L. reflexum* Lam." y "grupo *L. saururus* Lam.".

No se analizarán aquí todos los grupos, ya que eso será tema de un estudio más extenso, pero esta breve introducción se llevó a cabo con el objeto de presentar y definir brevemente el "grupo *L. brevifolium*".

Incluye plantas terrestres o saxícolas, verdes, verde-rojizas a enteramente rojas. El color, según observaciones de campo, es un fenómeno relacionado directamente con la exposición, ya que las plantas de lugares protegidos son siempre verdes.

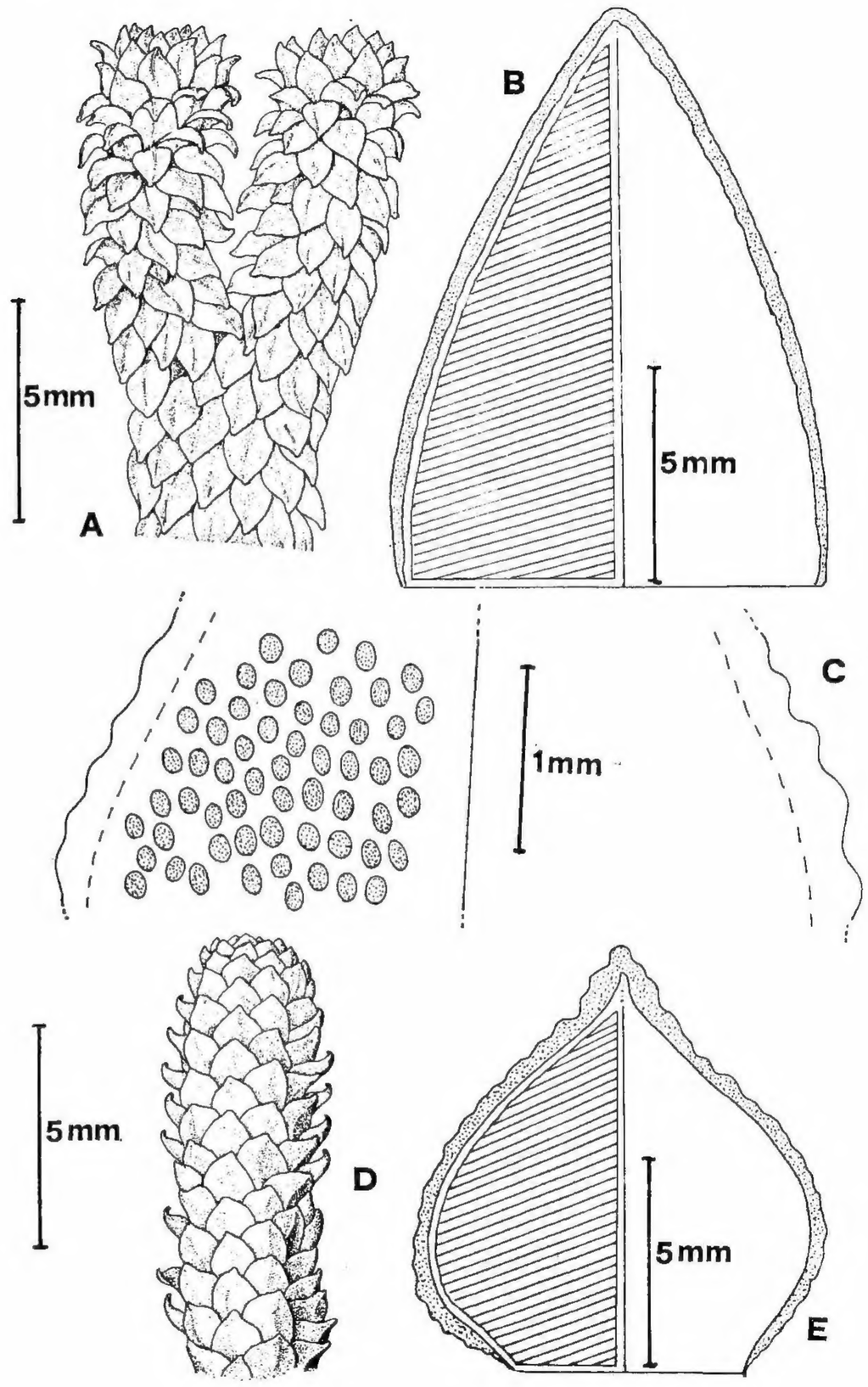


FIG. 1. — Morfología foliar de *Lycopodium brevifolium* (A-B) y *Lycopodium rufescens* (D-E). A y D, ápices de ramas; B y E, contornos foliares; C, esquema de la distribución estomática para ambos.

Son elementos orófilos de media y gran altura (rara vez aparecen por debajo de los 3.000 m s.m.) de los Andes tropicales, y crecen desde Costa Rica hasta Bolivia. Por el momento se los encuentra exclusivamente en Centro y Sudamérica, en los páramos sin *Espeletia* o "pseudopáramos", páramos en sus tres niveles (Cuatrecasas, 1968), puna seca y húmeda. Crecen preferentemente en sabanas y pastizales de altura, en quebradas, filos o salientes rocosas, solos o entre otras plantas, integrando las comunidades típicas de las formaciones mencionadas. Viven a gran altura, y se los encuentra en áreas abiertas y muy frías, pero siempre vinculados con suelos húmedos o con provisión regular a constante de agua e incluso permanentemente inundados (vegas de altura), húmicos o turbosos.

Presentan ejes ascendentes a erguidos, digitados a candelabriformes, 2-varias veces dicótomos, con dicotomías paralelas a divergentes, crasos, resistentes, subleñosos en las porciones basales de los ejes primarios, desde 6-8 mm de diámetro con las hojas incluidas hasta 20-25 mm de diámetro en especies muy robustas.

Los microfilos son numerosos, isomorfos, y presentan láminas reducidas de contorno deltoideo o suborbicular, o láminas bien desarrolladas de contorno ovado, elíptico o, más raramente, lanceolado. Son coriáceos, crasos a muy suculentos, raramente subherbáceos. La posición foliar es ascendente, extendida, horizontal o deflexa, y este carácter, combinado con el de la forma, es de gran utilidad en la sistemática del grupo. La disposición foliar es espiralada (6-8 y hasta 12 hileras de hojas) o pseudoverticilada por acortamiento de la distancia entre espiras (y en este caso se encuentran solamente 6 hileras de hojas).

Internamente, los ejes presentan epidermis fuertemente cutinizada y a veces subpapilosa, cortezas homogéneas de estructura trabecular (Rolleri, 1972 y 1974) y plectostelas radiadas en las cuales el número de terminales protoxilemáticas suele coincidir con el de ortósticas.

La morfología interna de los microfilos es del tipo común en la sección: las hojas tienen sección aproximadamente biconvexa, presentan mesófilo homogéneo y nervio único de estructura muy simple, exclusivamente xilemático. Sin embargo en muchas especies de este grupo, como en el "grupo *L. saururus*", puede presentarse mesófilo heterogéneo por la aparición de colénquima subepidérmico que se localiza por lo general hacia el hipofilo y en forma de cordones marginales (Rolleri, 1977) (fig. 3, A-B).

Ciertos caracteres de la morfología interna como los arriba mencionados para la estuctura de tallo y mesófilo son sumamente

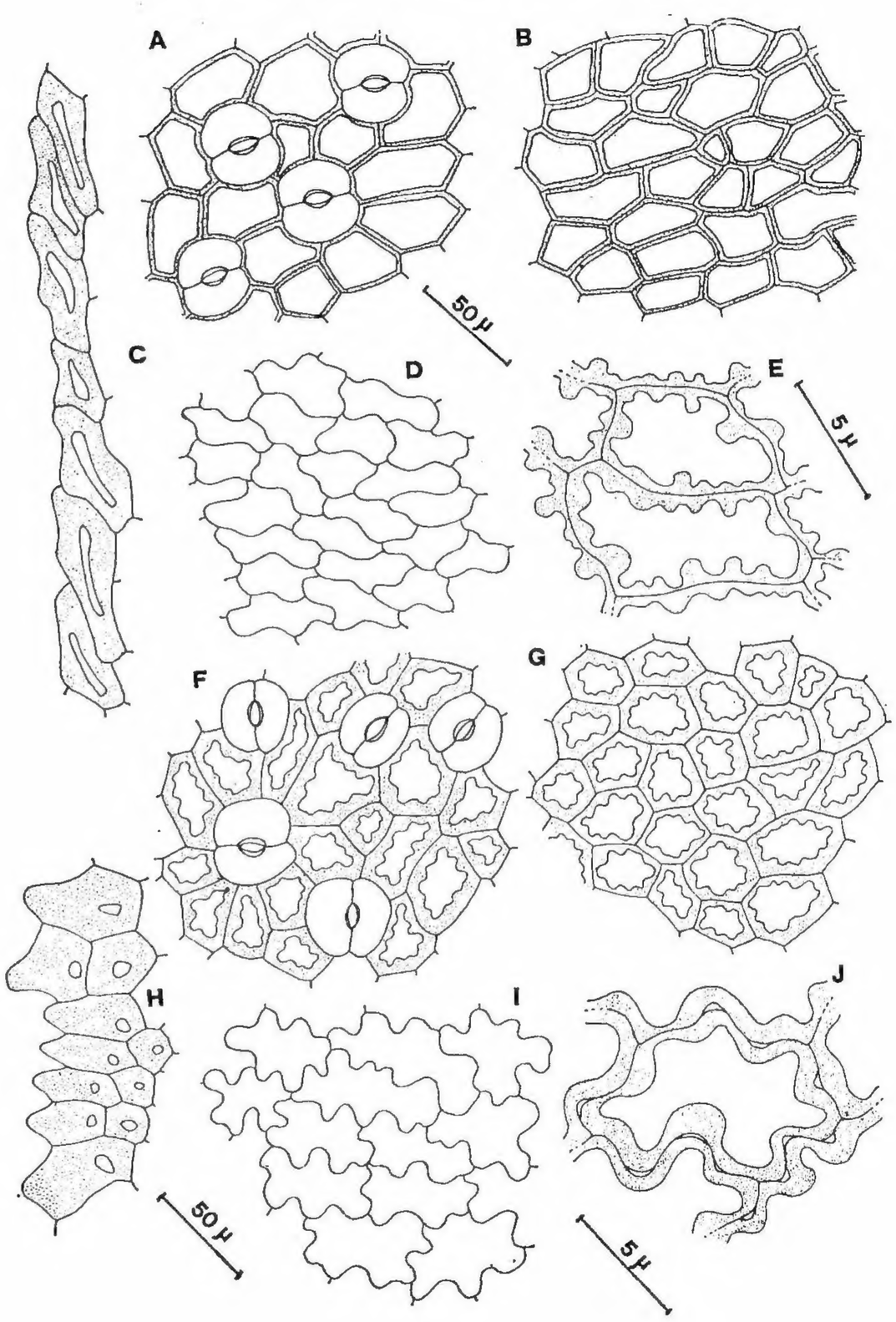


FIG. 2. — Morfología foliar interna de *Lycopodium brevifolium* (A-E) y *Lycopodium rufescens* (F-J). A y F, hipófilo; B y G, en filo; C y H, estructura marginal; D e I, epidermis esporangial; E y J, detalle de una célula de la pared esporangial.

conservadores y estables en el grupo y en la sección, pero otros, como la estructura epidérmica, la estructura marginal foliar y la pared esporangial, varían en los niveles específicos e infraespecíficos y permiten, además, caracterizar los grupos y diferenciarlos entre sí.

La morfología de las esporas tiene escaso valor sistemático dentro de la sección, y la variación de un grupo a otro es meramente cuantitativa. El tipo morfológico corriente es globoso-tetraédrico con pared foveolada a foveolado-rugulada.

Morfología epidérmica

El "grupo *L. brevifolium*" se caracteriza por un modelo epidérmico propio y diferente del que se presenta en otros grupos de la sección *Crassistachys*.

La epidermis está formada por células de contorno prismático, casi isodiamétricas en las formas de hojas reducidas (*L. rufescens* es un ejemplo típico) a 2-4 veces más largas que anchas y subprismáticas en las formas con hojas bien desarrolladas.

Las paredes celulares están notablemente engrosadas. Los engrosamientos son uniformes y sin irregularidades marcadas, en espesores que van desde 4 a hasta 20 micrones. En el caso de *Lycopodium brevifolium* (fig. 2, A-B), el espesor de la pared es de 4-8 micrones, mientras que en *L. rufescens* (fig. 2, F-G), el espesor alcanza 16-20 micrones.

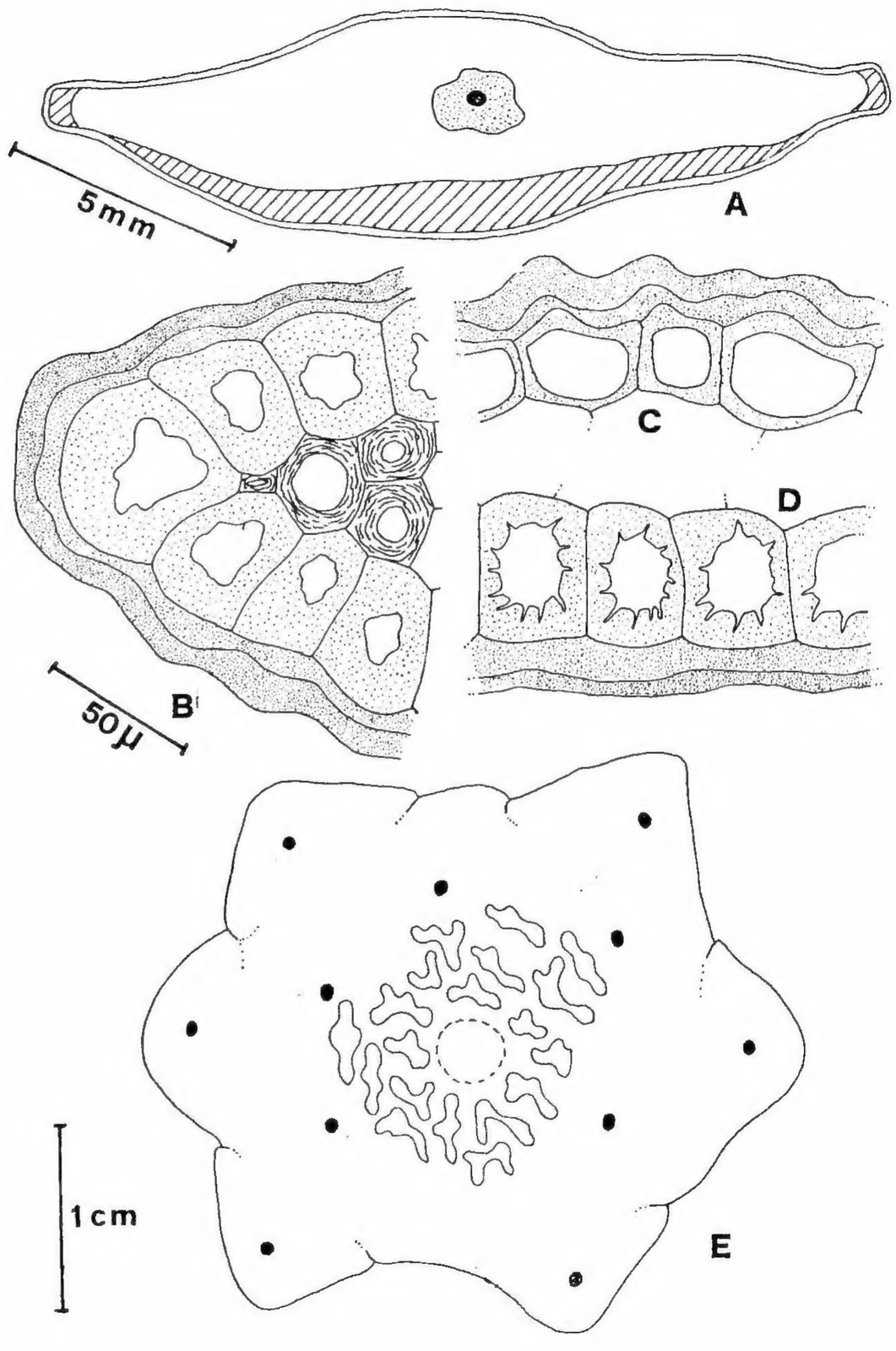
Estomas

En general parece observarse una marcada tendencia, en el grupo, hacia las láminas hipostomáticas (fig. 1, B, C y E). Excepcionalmente (en formas con hojas bien desarrolladas) se presentan láminas anfistomáticas, y en general es estos casos la densidad estomática en el hipofilo es notablemente mayor.

Los estomas son orbiculares a suborbiculares, y sus dimensiones varían escasamente dentro del grupo. Desde el punto de vista ontogenético pertenecen al tipo perígeno (Pant & Mehra, 1965) y la secuencia del desarrollo es basípeta (inversamente a lo observado en el "grupo *L. saururus*", donde la secuencia de desarrollo es acrópeta).

Los datos sobre dimensiones y densidad estomática para las especies que se estudian aquí se pueden consultar en el cuadro comparativo de los caracteres foliares, más adelante.

FIG. 3. — Morfología interna foliar y caulinar de *Lycopodium brevifolium*. A, sección transversal de un microfilo, en rayado, colénquima; en punteado, parénquima compacto alrededor del nervio medio; B, detalle del margen en sección transversal; C y D, epifilo e hipofilo, respectivamente, en sección; E, corte transversal del eje con espacios aéreos corticales.



Especialización marginal

En la sección *Crassistachys* son comunes los diversos grados de especialización marginal: las especies del "grupo *L. saururus*" presentan márgenes papilosos a veces combinados con especializaciones del hipofilo (Rolleri, 1977, 1978), las del "grupo *L. reflexum*" presentan variaciones del tipo denticulado, mientras que los márgenes lisos son típicos del "grupo *L. brongniartii*".

En el "grupo *L. brevifolium*" hay una progresiva especialización, desde márgenes aparentemente lisos o superficialmente ondulados, pero formados por elementos celulares de paredes engrosadas, con grandes punteaduras y aspecto traqueiforme, hasta márgenes papilosos (especialmente en hojas de láminas bien desarrolladas, posiblemente relacionadas con especies del "grupo *L. saururus*"), pasando por márgenes diversamente escabrados o erosocarcomidos, constituidos por elementos mecánicos subpapilosos. El primer tipo se encuentra en *L. brevifolium* (fig. 2, C), mientras que el descripto en tercer lugar es característico de *L. rufescens* (fig. 2, H).

Lycopodium brevifolium (fig. 1, A-C; fig. 2, A-E y fig. 3, A-E).

Plantas terrestres o saxícolas de hasta 40 cm de altura, verdes o rojas según la altura y el grado de exposición en que se encuentren, sin especialización en áreas fértiles y estériles, estas últimas restringidas a las porciones basales de los ejes primarios. Hojas estériles y fértiles iguales.

Ejes erectos, rígidos, crasos pero resistentes, columnares, regularmente dicótomos desde la base, con dicotomías cortas y divergentes, de hasta 8 mm de diámetro con las hojas incluidas.

Microfilos isomorfos, numerosos, dispuestos espiraladamente en 6 hileras (8 en áreas basales), deltoideos, relación largo/ancho = 1:1, con el ápice obtuso y la base truncada, totalmente reflexos sobre sí mismos desde la base, nunca ascendentes o extendidos, con lámina exterior o interiormente convexa, nervio medio sobreelevado y basalmente subcarenados, muy suculentos a crasos, brillantes y lisos. Márgenes especializados, lisos a superficialmente ondulados, formados por elementos mecánicos subtraqueiformes de paredes engrosadas y diferentes de las células epidérmicas adyacentes.

Lycopodium rufescens (fig. 1, C-E; fig. 2, F-J).

Plantas terrestres o saxícolas, pardo-rojizas, de hasta 30 cm de altura, sin diferenciación en áreas estériles y fértiles, estas últimas ocupando los dos tercios superiores de los ejes. Hojas estériles y fértiles iguales.

Ejes inicialmente ascendentes, luego erguidos, crasos, digitados,

candelabriformes, 2-4 veces dicótomos, con dicotomías subparalelas, de hasta 10 mm de diámetro incluyendo las hojas.

Micrófilos numerosos, isomorfos, dispuestos espiraladamente en 6 hileras o en pseudoverticilos de 6 por acortamiento de la distancia entre espiras, con láminas reducidas de contorno anchamente ovado, relación largo/ancho = 0,5:1, con el ápice submucronado y la base redondeada, extendidos, ocasionalmente reflexos (parcialmente) en porciones basales de los ejes primarios, lámina plano-convexa a biconvexa, subcarenados, coriáceos. Márgenes escabrados a subpapilosos, formados por elementos mecánicos engrosados de forma subcónica, dispuestos en 2-3 hileras, excepto en el ápice que es totalmente mecánico.

Lycopodium brevifolium vs. Lycopodium rufescens.

Ambas especies están relacionadas por una serie de caracteres en común, tales como el tipo morfológico y similares preferencias ecológicas y distribución geográfica.

Sobre la base de un cierto número de caracteres, especialmente foliares, es posible diferenciarlos claramente. En el siguiente cuadro comparativo se listarán esos caracteres agregando además datos sobre dimensiones y densidad estomáticas.[1]

Cuadro comparativo de caracteres foliares

Especie	*Lycopodium brevifolium*	*Lycopodium rufescens*
Contorno foliar	deltoideo	ovado ancho
Relación largo/ancho	1-1,5:1	0,5:1
Base foliar	truncada	redondeada
Apice foliar	obtuso	submucronado
Posición foliar	deflexa	extendidos a horizontales
Consistencia	crasos	coriáceos
Márgenes	lisos a superficialmente ondulados, elementos engrosados traqueiformes	escabrados a erosocarcomidos, elementos prominentes subpapilosos
Dimensiones estomas (μ)	(48) *54* (60) × (46) *53* (60) μ	(50) *64* (64) × (50) *52* (54) μ
Densidad estomas [1]	20-25 estomas por campo	38-40 estomas por campo

[1] Las dimensiones estomáticas se expresan en micrones, y se dan tres medidas: mínima, media y máxima. La densidad estomática se tomó con un campo de 0,25 mm².

BIBLIOGRAFIA

DIZEO DE STRITTMATER, C. G., 1973. Nueva técnica de diafanización. *Bol. Soc. Argentina Bot.*, 15(1):126-129.

HERTER, W., 1909. Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Lycopodium*. Studien über die Untergattung *Urostachys*, en *Engl. Bot. Jahrb.*, 43(1-2):98, 1-56.

— 1950. Systema Lycopodiorum. *Rev. Sudamer. Bot.*, 8(3):67-86.

NESSEL, H., 1939. Die Bärläppgewäsche. Jena.

ROLLERI, C., 1972. Morfología comparada de las especies de *Lycopodium* del noroeste de Argentina. *Rev. Museo de La Plata*, n. s., bot., 12:223-317.

— 1974. Morfología de *Lycopodium fuegianum* Roiv. *Bol. Soc. Argentina Bot.*, 15(4):365-383.

— 1977. Estudios morfológicos y sistemáticos en la sección *Crassistachys* Herter del género *Lycopodium*: *L. crassum* Humb. Bonpl. ex Willd. y *L. saururus Lam. Rev. Museo de La Plata*, n.s., bot., e.p.

— 1978. The correlation of morphology and geographical distribution in *Lycopodium saururus* Lam. *Amer. Fern. Jour.*, 67(4):109-120.